

De Kroon op het Regenbos

Op de ledenvergadering van de KNBV op 11 oktober 1996 bezochten de leden het nieuwe Boomkronenpad in Drenthe. Daaraan voorafgaand heeft Frans Bongers een voordracht gegeven over het kronendak van, met name, tropische bossen. Dit artikel is een bewerking van die voordracht.

Het kronendak van het bos wordt meestal geassocieerd met de verzameling kronen van hoge bomen in het bos. Een juistere benadering is de verzameling kronen die de bovenkant van het bos vormen. In een hoog bos kan dat op 30-40 m zijn, in een laag bos op 5-10 m. De hoogte is niet constant, en kan van plaats tot plaats sterk verschillen. Op een flinke open plek in het bos met opgroeiende vegetatie kan het kronendak dan ook op 2-5 m zitten, terwijl dit elders in het bos 45 m kan zijn.

Er is een enorme variatie tussen en binnen kronendaken van verschillende bostypen. Dit geldt zowel voor de tropen als voor de gematigde streken. Een kronendak kan bestaan uit één enkele boomsoort en kan daardoor heel gelijkmatig van structuur zijn (bijvoorbeeld bij vlaksgewijze natuurlijke regeneratie, of bij een teak- of populierenaanplant), maar kan ook zeer divers zijn, zoals het geval is bij de meeste laagland tropische regenbossen.

Het kronendak is dan de verzameling van de bovenste boomkronen in het bos met daarbij alle

andere levende wezens en de abiotische omgeving.

Wat is er zo bijzonder?

Het kronendak is zo bijzonder omdat zich daarin een zeer groot deel van de processen in het bos afspeelt. Samen met de bodem is het kronendak de plaats in het bos waar 'het gebeurt'. Daar heeft de fotosynthese plaats, daar bevinden zich de bloemen,

daar worden de vruchten en zaden geproduceerd. De hoge productie is een motor van vele andere processen, zoals afbraak van organisch materiaal, herbivorie door allerlei beesten, bestuiving van bloemen door insecten, insectivorie door vogels. Door de rijkdom en de hoge primaire productie herbergt het kronendak vele ingewikkelde voedselketens. Over deze ketens is nog



Looppladder door het kronendak van biologische station Nouragues, Frans Guyana (foto P.A. Jansen)

Een trogon (*Trogon viridis*) op de loopladder van Nouragues, Frans Guyana (foto P.A. Jansen)

maar zeer weinig bekend: we zijn net begonnen de elementen van deze ketens te kennen. De specifieke abiotische omstandigheden in het kronendak zorgen er ook voor dat planten en dieren juist daar voorkomen, en niet op andere plaatsen in het bos. Enkele aspecten daarvan zullen hieronder aan de orde komen.

De bereikbaarheid

Het is duidelijk dat er veel leven zit in het kronendak. Een groot probleem is echter de bereikbaarheid. In veel gevallen bevindt het kronendak zich op grote hoogte, vaak op 30-40 meter. Observeren van grote apen met een verrekijker gaat nog wel (mits er niet te veel bladeren van andere kronen voor zitten). Epifyten waarnemen is al veel moeilijker, laat staan dat we in staat zijn om die op naam te brengen. De grote hoeveelheden insecten kunnen we natuurlijk nooit zien, laat staan vangen. Het is dus zaak om zelf dat kronendak in te gaan. Daarvoor zijn verschillende methoden ontwikkeld. Het eenvoudigste is ladders te gebruiken die tegen de boom geplaatst worden. Je kan ook de bomen beklimmen met stijgijsers. Het gebruik van alpinisten- en speleologen-technieken om met touwen in bomen te klimmen is inmiddels een algemeen gangbare en veel gebruikte methode. Met behulp



van een kruisboog wordt een vislijn over een sterke tak geschoten. Daaraan wordt dan een dun touw bevestigd, en omhoog gehesen, en vervolgens een dik touw. Touwen worden vastgezet en gebruikmakend van katrollen wordt dan naar boven geklommen. Uiterste voorzichtigheid en oefening zijn geboden, omdat anders de kans op ongelukken groot is. Door boven in de boom platforms te bouwen en touwen te laten hangen, kunnen regelmatige observaties uitgevoerd worden. Het grote voordeel is dat vanuit de boomkroon zelf veel meer zichtbaar is: kleine vogeltjes die bloemen bestuiven, vogeltjes die zaden opeten en verspreiden, en insecten die van de grond niet geobserveerd kunnen worden. De laatste jaren komen ook andere methoden in zwang. Zo heeft een Franse onderzoeksgroep

een grote zeppelin ontwikkeld waarmee een vlot op het bos neergelaten kon worden. Door vanaf de grond op het vlot te klimmen kunnen veel delen van de kronen, waarop het vlot ligt, bereikt worden die op een andere manier niet of nauwelijks te bereiken zijn. Met enkele collega's heb ik in 1989 op deze manier een studie uitgevoerd naar de hoeveelheid vraat van bladeren door insecten. Het bleek dat meer dan 10 procent van het bladoppervlak was opgegeten.

Constructies

Inmiddels zijn op vele plaatsen in de wereld loopbruggen gebouwd, ladders of planken constructies die met grote staalkabels tussen grote bomen zijn opgehangen. De Universiteit van Amsterdam maakt gebruik van zo'n loopbrug om reproductieve

Tabel 1. Diversiteit aan vasculaire epifyten en epifytische bladmossen

plaats	land	bos	monster	epifyten	soorten
Monteverde ¹	Costa Rica	berg	4 ha	vasculair	353
Saül ²	Frans Guyana	laagland	30 bomen	vasculair	175
Mabura Hill ³	Guyana	laagland	24 ha	vasculair	173
Centrala Cordillera ⁴	Colombia	berg	4 bomen	bladmossen	135
Saül ⁵	Frans Guyana	laagland	30 bomen	bladmossen	104

¹ Nadkarni, N.M., 1986; ² Montfoort & Ek, 1990; ³ EK, mond. med.; ⁴ Wolf 1993; ⁵ Ek & Montfoort, 1988 (zie literatuur)



De orchidee Encyclia fragram in het kronendak van Caatinga bos in Zuid Venezuela (foto F.Bongers)

strategieën te bekijken in kronendak in twee regenbostypen in Zuid Colombia. In Frans Guyana voert de vakgroep Bosbouw, LUW onderzoek uit naar kroonontwikkeling van bomen in relatie tot de beschikbaarheid van licht. Ook daarbij wordt gebruik gemaakt van hangbruggen.

Op verschillende plaatsen in de wereld worden grote kranen gebouwd om het kronendak te bereiken: in Panama staat er een met een spanwijdte van 30 m en daarmee kan dus een flink stukje bos bestreken worden. In Venezuela is afgelopen jaar zo'n kraan gebouwd die ook nog verplaatsbaar is over rails. Hierdoor wordt het bereikbare oppervlak flink vergroot. Momenteel wordt in Frans Guyana het COPAZ systeem gebouwd. Tussen drie boven het bos uitstekende torens die in een driehoek staan worden

stalen kabels gespannen. Met behulp van kabels en gondels kan dan elk punt in het bos tussen de kabels bereikt worden, van het kronendak tot helemaal beneden in het bos. Het te bereiken oppervlak zal anderhalf hectare zijn. Volgens planning zal dit systeem begin 1998 operationeel zijn voor onderzoek.

Klimaat in het kronendak en aanpassingen van planten

In het kronendak heersen speciale abiotische omstandigheden. Licht is in overvloed beschikbaar, in tegenstelling tot in de ondergroei van het bos. Ook de kwaliteit van het licht is anders, de bladeren vangen het rode licht op en laten het groene door. Daardoor is het licht bovenin het bos witter van kleur dan in het onderbos, waar groen overheerst.

Erg belangrijk is dat de lucht veel droger is in het kronendak dan beneden in het bos, en dat de temperaturen bovenin veel extremer zijn (sterke opwarming overdag en sterke koeling 's nachts). Doordat de wind een grotere rol speelt, treedt veel meer evapotranspiratie op. Zelfs in een tropisch regenbos zal daardoor boven in het bos regelmatig een tekort aan vocht ontstaan. We zien dan ook dat planten allerlei aanpassingen hebben ontwikkeld om aan deze dreiging van uitdroging te kunnen ontkomen.

Planten proberen een watertekort te voorkomen of tegengaan. Dit kan op diverse manieren. Vele orchideeën hebben hele dikke vetachtige bladeren, waarin water opgeslagen wordt. Bromelia's vormen kelkvormige trechters waarin ze water opvangen. Een bijkomende zaak daarbij is dat zich in die trechters weer allerlei levensgemeenschappen ontwikkelen: het zijn kleine poeltjes met larven, vliegen, kikkers. Bladeren zullen verdamping tegengaan door dikke waslagen te produceren waardoor de instraling minder zal zijn (of, beter, de reflectie hoger) waardoor de temperatuur minder oploopt en dus minder verdamping nodig is om die temperatuur te kunnen verlagen. Niet alleen vele epifytische planten doen dit, ook de meeste blade-

Tabel 2. Zoogdieren in het kronendak van 5 bossen in de tropen (naar Emmons 1995)

plaats	land	niet-vliegers totaal	kronendak	apen	vliegers vleermuizen
Cocha Cachu	Peru	78	40	13	42
Mokokou	Gabon	89	38	14	33
Danum	Maleisië	75	39	10	19
West Sepik	Papua New Guinea	32	16	—	19
Ranomafana	Madagascar	33	16	12	?

ren van de bomen zelf. Bladeren die flink aan zonlicht en wind blootstaan hebben dikke waslagen. Ook sluiten ze de huidmondjes midden op de dag om verdamping tegen te gaan. Dit gaat dan wel ten koste van de fotosynthese; de planten kunnen dan immers geen koolzuur opnemen. Recent onderzoek in het kronendak heeft dit duidelijk aangetoond: in tropisch regenbos passen de bladeren boven in de kroon zich aan door midden op de dag de huidmondjes te sluiten. Deze verschillen tussen kronendak en onderbos treden niet alleen op tussen soorten, maar ook binnen soorten. Jonge bomen in de ondergroei hebben dan ook meestal heel andere bladeren dan oudere bomen van dezelfde soort in het kronendak.

Diversiteit aan planten

Het kronendak is zeer rijk wat betreft het aantal soorten planten dat er leeft. Epifytische planten (i.e. planten die op andere planten groeien) maken dan ook een groot deel uit van de diversiteit aan planten in een tropisch bos. In totaal komen op de wereld meer dan 23.000 soorten echte epifyten voor en bijna 1.500 soorten hemi-epifyten. Deze laatste zijn planten die op de grond beginnen, een boom inklimmen en daarna het contact met de bodem verliezen, of planten die als epifyt beginnen en daarna wortels ontwikkelen tot op de bosbodem, zoals de wurgvijg.

Bij epifytisch groeiende planten

Tabel 3. Belangrijkste families van insecten die in enkele bomen in tropisch regenbos in Brunei zijn gevangen (naar Stork 1991)

insecten groep	# individuen	# soorten
totaal geleedpotigen	23.482	3.059
Coleoptera (<i>kevers</i>)	4.000	859
Formicidae (<i>mieren</i>)	4.429	98
Diptera (<i>vliegen</i>)	5.046	444
Hemiptera (<i>bladluizen</i>)	2.628	268
Blattodea (<i>kakkerlakken</i>)	440	40
Arachnideae (<i>spinnen</i>)	1.138	193
Lepidoptera (<i>vlinders</i>)	617	50

kunnen we een onderscheid maken tussen o.a. vaatplanten, varens, mossen, korstmossen en levermossen. Er bestaan grote verschillen in soorten-rijkdom tussen deze groepen. In tabel 1 staan enkele voorbeelden. In vier bomen in een Colombiaans bergwoud vond Wolf (1993) van de Universiteit van Amsterdam enkele jaren geleden 135 soorten bladmos-
sossen maar daarnaast ook 102 soorten levermossen en 51 soorten korstmossen. Hoewel in het algemeen laagland regenbossen armer zijn aan soorten vonden Montfoort & Ek (1990) op dertig bomen Saül in Frans Guyana ook meer dan 100 soorten bladmos-
sossen (naast 61 levermossen en 21 soorten korstmossen).

Een heel andere groep planten in het kronendak zijn de lianen. Een flink aandeel van de bladmassa boven in het bos wordt ingenomen door de bladeren van lianen; dit kan oplopen tot meer dan 50 procent van het gehele bladoppervlak. Beneden in het bos valt dat meestal helemaal niet zo op.

Dat komt doordat ze relatief weinig investeren in de houtige structuren en relatief veel in groei en reproductie. Vaak liggen lianen als een deken over grote stukken bos. Als ze bloeien is dat een prachtig gezicht, bijvoorbeeld in het geval van de vaak knalgele bloemen van de Apocynaceae, of de bloedrode toortsen van *Norantea*. Doordat ze van de ene kroon in de andere groeien zorgen ze voor verbindingen door het kronendak heen. Door bijvoorbeeld apen worden deze bruggen veelvuldig gebruikt om zich binnen het kronendak te verplaatsen.

Over het aantal soorten schimmels in het kronendak is nog nauwelijks iets bekend, maar het is wel duidelijk dat in de nabije toekomst recordaantallen gevonden zullen worden. De aanwezigheid van al deze soorten in het kronendak duidt in elk geval op een enorme variatie aan microhabitats daar boven in het bos. Deze variatie aan microhabitats levert ook een grote variatie aan kringlopen op: sommige spelen zich geheel af in het kronendak. In een 89 meter hoge *Sequoia sempervirens* in het westen van de VS is onlangs boven in de kroon een bodemlaag van meer dan 1 meter diep gevonden, hetgeen een lang proces van invang van organisch materiaal en afbraakprocessen aangeeft. Ook is een gemummificeerd exemplaar ge-

Tabel 4. Van boomkronen naar kronendak. Kernbegrippen die het verschil in benadering aangeven.

boomkroon	kronendak
individueel	gemeenschap
alleen bomen	velerlei organismen
reductionistisch	holistisch
onafhankelijk	in samenhang
interne functie	interne + externe functie



vonden van de gewolkte salamander (*Aneides ferreus*) op 87 meter hoogte.

Dieren in het kronendak

In het oog springende dieren uit het kronendak zijn natuurlijk vogels en ook zoogdieren, zoals apen en vleermuizen. Veel zoogdieren die in tropisch bos voorkomen blijken vooral gebonden te zijn aan het kronendak. In een overzichtsstudie is het aantal zoogdieren in vijf bossen vergeleken (tabel 2). Van de niet-vliegende soorten komt 40-50% voornamelijk in het kronendak voor. In drie van de vijf bossen zijn dit er ongeveer 40. Daarnaast leven er tussen de 19 en 22 soorten vleermuizen en ruim 10 soorten apen. Waarschijnlijk de belangrijkste reden dat die dieren in het kronendak zitten is het feit dat daar veel te eten is. Bladeren voor de folivoren, vruchten en zaden voor de frugivoren, en insecten voor de insectivoren.

Opvallende vogels in het kronendak zijn de grote vruchteneters, zoals de toekan in het neotropische bos van Amerika en de neushoornvogels in het paleotropisch bos van Afrika en Azië. Naast de toekan komen in de neotropen veel soorten papagaaien

en parkieten voor, vogels met sterke snavels die daarmee grote vruchten en zaden met harde omhulsels kunnen kraken. Verreweg de meeste soorten bomen uit het kronendak van neotropisch bos hebben zaaden die door vogels worden verspreid. Doordat deze vogels vaak flinke afstanden kunnen afleggen door het kronendak of vlak erboven, worden zaden over een groot gebied verspreid. Deze vogels hebben meestal een groot leefgebied, in tegenstelling tot vele vogels in de ondergroei van het bos die vaak een klein territorium hebben. Die van het kronendak hebben veelal geen duidelijk afgebakend territorium; een flink aantal exemplaren van dezelfde soort deelt een fourageergebied. Naast de grote opvallende vogels met vaak felle kleuren komen in het kronendak ook samenlevende groepen kleine vogeltjes voor. Deze vogels leven van insecten. Zulke groepen zijn samengesteld uit vele soorten (waaronder tanagers) waarbij elke soort vertegenwoordigd is door maar een klein aantal individuen. De sociale hiërarchie in zo'n groep is erg sterk. Ook in de ondergroei komen dergelijke soortzwermen voor.

Een brulaap Alouatta seniculus gefotografeerd vanaf een platform op 35 meter hoogte, Nouragues, Frans Guyana.

Grote aantallen insecten

De aantallen insecten die in het kronendak voorkomen zijn duizelingwekkend. Onderzoek hiernaar is nog zeer jong, maar inmiddels is duidelijk dat het miljoenen soorten betreft. Een groot deel daarvan komt in de vochtige tropen voor. Om deze rijkdom te illustreren noem ik hier enkele voorbeelden. In 19 individuen van de boom *Luehea seemannii* in Panama vonden Erwin en Scott (1980) in totaal 955 soorten kevers, en in één individu van *Shorea johorensis* in Brunei vond Stork (1991) wel 1.007 soorten geleedpotigen. Dat ook in de drogere tropen veel insecten voorkomen in boomkronen toont Bassett (1991) aan. In Australië vond hij 760 soorten in de kronen van *Argyrodendron*. In de subtropische boomsoort *Castanopsis* (van de beukenfamilie) vond Allison en medewerkers (1993) 633 soorten kevers. Dat het verzamelen van deze gegevens eigenlijk monnikenwerk is illustreren de volgende getallen. Stork (1991) gebruikte insecticide om de insecten uit 10 bomen (van vijf soorten) te spuiten. In totaal was dit 10 dagen veldwerk. Na die 10 dagen had hij 23.482 individuen van 3.059 soorten insecten verzameld. Stork en zijn medewerkers deden er heel wat langer over om die beestjes allemaal te determineren: de tijd tussen veldwerk in 1982 en publicatie in 1991 is hiervan een afspiegeling. In tabel 3 zien we de belangrijkste insectenfamilies en de aantallen individuen en soorten. Opvallend is dat de verhouding tussen aantal individuen en aantal soorten erg klein is: van de meeste soorten komen erg weinig individuen voor.

Deze insecten zijn vaak zeer spe-

cifiek voor een bepaalde boomsoort of bostype. Erwin (1983) vergeleek vier bostypen in de buurt van Manaus, Brazilië, en vond dat op een totaal van 1.080 soorten kevers er 83% slechts in één bostype voorkwamen en 14% in twee. Slechts 3% van de kevers was algemeen (drie of vier bossen). Van het totaal aantal soorten was 97% kleiner dan 8 mm en meer dan 50% zelfs kleiner dan 2 mm.

In de gematigde streken komen wat minder soorten voor in de kronen van bomen en bossen, maar dit zijn er wel veel meer dan lang is gedacht. In het oktobernummer 1996 van het NBT geeft Moraal daarover interessante gegevens (hoewel dat niet alleen soorten uit de kroon zijn en een rechtstreekse vergelijking dus niet helemaal opgaat). In vijf wilgensoorten komen in totaal wel 450 soorten insecten voor, en in twee eikensoorten zijn 423 soorten insecten gevonden. Zelfs in de den zijn 172 soorten insecten gevonden, en daarmee is de den bijna twee maal zo rijk als de beuk (98 soorten). Monotone dennenakkers kunnen dus hoog divers zijn als we wat breder kijken dan alleen naar bomen.

Interacties

In het bos heerst de wet van de jungle: eten of gegeten worden. Dit geldt natuurlijk niet alleen op de bosbodem maar misschien nog wel veel meer in het kronendak. Het kan zijn dat daar speciale relaties voorkomen die op de bosbodem niet voorkomen, maar duidelijk is dat niet. Er is nog maar heel weinig onderzoek verricht aan deze aspecten. Veel duidelijker is de macht van de getallen. De gigantische hoeveelheden soorten moeten allemaal leven, en in vele gevallen is dat van elkaar. Voedselwebben zullen dan ook hoogstwaarschijnlijk nogal ingewikkeld zijn. Hoe in-

gewikkeld, dat weten we nog niet, wel zeker is dat het er veel zijn. Belangrijke interacties tussen planten en dieren zijn bestuiving van bloemen, verspreiding van zaden, eten van bladeren. Daarnaast is ruimte van belang: dieren kunnen het oppervlak van de bomen en planten daarin gebruiken als woon- en eetplaats.

Boomkronen of kronendak?

In vele Nederlandse bossen bestaat het kronendak uit een verzameling boomkronen. In dergelijke bossen is er weinig samenhang tussen de onderdelen. De term boomkronenpad (en niet "kronendakpad") voor de nieuwe attractie van Staatsbosbeheer in Drenthe is in dit licht bezien dan ook juist. Hoewel het pad gesitueerd is in een voor Nederlandse begrippen aardig en rijk stukje bos, met een achttal boomsoorten, is er weinig interactie te bespeuren en gaat het vooral om een verzameling individuele bomen. Wanneer we van kronendak spreken is de benadering principieel anders. In tabel 4 staan de kernbegrippen gerelateerd aan boomkronen en aan kronendak. Kronendak is veel meer een integrale en holistische benadering, en de nadruk ligt vooral op de gemeenschap. Daarnaast is van belang dat boomkronen op zichzelf kunnen staan (vooral een interne functie) terwijl kronendak een 'dak' functie heeft dus zowel een interne als een externe functie. De externe functie is dan naar buiten toe (een dak schermt af, hier bijvoorbeeld tegen licht) zowel als naar binnen toe (een dak creëert een microklimaat binnen het bos met hogere luchtvochtigheid, gedempte temperaturen en afgeschermd licht). De openingen in het kronendak van bos kunnen dan ook met recht 'bosvensters' worden genoemd.

Literatuur

- Allison A, Samuelson GA & Miller SE. 1993. Patterns of beetle species diversity in New Guinea rain forest as revealed by canopy fogging: preliminary findings. *Selbyana* 14: 16-20.
- Basset Y. 1991. The taxonomic composition of the arthropod fauna associated with an Australian rainforest tree. *Australian Journal of Zoology* 39:171-190.
- Emmons LH 1995. Mammals of rain forest canopies. Pp 199-223 in M.D. Lowman & N.M. Nadkarni, *Forest Canopies*. Academic Press.
- Ek & Montfoort, 1988. Vertical distribution and acology of vascular epiphytes. M.Sc. Resis. Univ. of Utrecht, Utrecht.
- Erwin TL. 1983. Beetles and other arthropods of the tropical forest canopies at Manaus, Brasil, sampled with insecticidal fogging techniques. Pp 59-75 in: *Tropical rain forests: ecology and management*, eds SL Sutton, TC Whitmore, AC Chadwick. Blackwell Oxford.
- Erwin TL. 1995. Measuring arthropod biodiversity in the tropical forest canopy. Pp. 109-127 in M.D. Lowman & N.M. Nadkarni, *Forest Canopies*. Academic Press.
- Erwin TL & Scott JC. 1980. Seasonal and size patterns, trophic structure, and richness of Coleoptera in the tropical arboreal ecosystem: the fauna of the tree *Luehea seemannii* Triana and Planch in the Canal Zone of Panama. *Coleopterists Bulletin* 34:305-322.
- Montfoort D & Ek R. 1990. Vertical distribution and ecology of epiphytic bryophytes and lichens in a lowland rain forest of French Guiana. M.Sc. thesis, University of Utrecht, Utrecht.
- Moraal L. 1996. 50 jaar monitoring van insectenplagen op bomen en struiken in bossen, natuurgebieden en wegbeplantingen. *Nederlands Bosbouw Tijdschrift* 68(5): 194-203.
- Nadkarni, N.M., 1986. An ecological overview and checklist of epiphytes in the Monteverde Cloud forest. *Brenesia* 24: 55-62.
- Stork NE. 1991. The composition of the arthropod fauna of Bornean lowland rain forest trees. *Journal of Tropical Ecology* 7:161-180.
- Wolf JHD. 1993. Ecology of epiphytes and epiphytic communities in montane rain forests, Colombia. Ph.D. Thesis, University of Amsterdam, Amsterdam.